UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

ANLAGE DES GROSSHIRNS

BEIM

HÜHNCHEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

IN DER GESAMMTEN MEDICIN

VERFASST UND EINER

HOHEN MEDICINISCHEN FACULTÄT

DER KGL. BAYER. LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT MÜNCHEN

VORGELEGT VON

GEORG HENRICH

APPROB. ARZT AUS HOMBURG V. D. H.

MÜNCHEN.

VERLAG VON J. F. LEHMANN.

1897.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

ANLAGE DES GROSSHIRNS

BEIM

HÜHNCHEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

IN DER GESAMMTEN MEDICIN

VERFASST UND EINER

HOHEN MEDICINISCHEN FACULTÄT

DER KGL. BAYER. LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT MÜNCHEN

VORGELEGT VON

GEORG HENRICH

APPROB. ARZT AUS HOMBURG V. D. H.

MÜNCHEN.

VERLAG VON J. F. LEHMANN.

1897.

REFERENT: GEHEIMRATH PROF. DR. v. KUPFFER.

Die frühe Bildungsweise des Grosshirns findet in der embryologischen Literatur bis auf die Gegenwart noch keine übereinstimmende Darstellung. Sieht man auch von den Verhältnissen bei den Anamniern ab, die eine beträchtliche Mannigfaltigkeit in der Entwicklung und schliesslichen Gestaltung dieses Hirntheiles aufweisen, und beschränkt sich nur auf die betreffenden Angaben bei den Amnioten, so stösst man auch hier auf Differenzen. Diese beziehen sich einmal auf das Lageverhältniss des Grosshirns zur genetischen Axe des Hirnrohres und zum Endpunkt dieser Axe, dann auf die primäre Form des Grosshirns, speciell darauf, ob das Organ zunächst unpaarig oder paarig auftritt, und endlich ob, eine unpaare Anlage vorausgesetzt, die paarige Gestaltung durch ein äusseres Causalmoment bedingt wird oder in inneren Wachsthumsbedingungen gegeben ist.

In Folgendem wird beabsichtigt, einen kleinen Beitrag zu dieser Frage zu liefern auf Grund von Untersuchungen, die am Hühnchen angestellt worden sind. Dabei dürfte wohl die Voraussetzung berechtigt erscheinen, dass in den Grundzügen des Vorganges die Amnioten überhaupt sich nicht wesentlich von dem hier entwickelten Bilde unterscheiden werden.

Ich gebe nun vor Allem die Literatur über diesen Gegenstand in chronologischer Folge:

Karl Ernst von Baer (1.) S. 106/7: „Das vordere Bläschen theilt sich aber bald in zwei Abtheilungen, indem die vorderste und obere Wand sich rasch hervorstülpt. Sie stülpt sich aber doppelt oder zu beiden Seiten neben der Mitte hervor, so dass diese im Verhältniss zu den Seitentheilen eingesenkt bleibt. Die hintere Region des ersten Hauptbläschens

bleibt unpaarig und grenzt auch etwas von dem vorderen gedoppelten ab. Auch sondert sich die hintere Hauptblase in zwei, eine vordere kürzere und eine hintere längere. So sind also fünf Bläschen aus den ursprünglichen drei entstanden. Das vorderste ist durch die mittlere Einsenkung gespalten, seine Höhlung enthält die beiden später sogenannten Seitenventrikel und seine Wandung die Hemisphären.“

C. B. Reichert (2.) S. 12 u. 13: „Die seitliche Erweiterung des ersten Gehirnbläschens wird in der Folge sehr bald am auffälligsten im vorderen und oberen Bezirke dieses Bläschens und damit kündigt sich die Sonderung und Bildung des sogenannten Vorderhirns oder der Grosshirnbläschen an. Die Umwandlung dieser Erweiterung in die Grosshirnbläschen wird gewöhnlich so beschrieben, als ob der betreffende vordere und obere seitliche Bezirk des ersten Gehirnbläschens, während des seitlichen Hervorwachsens der etwa halbkugelförmig gestalteten Bläschen und unter dem Einsinken des medianen Theils, ganz und gar in die Bildung der Grosshirnbläschen aufgehe oder gewissermassen darin zerfalle. Demgemäss wurden die Grosshirnbläschen das Vorderhirn und der an dem Bildungsprocess nicht betheiligte zwischen dem Vorderhirn und dem zweiten Hirnbläschen gelegene Theil des ersten Hirnbläschens, das Zwischenhirn genannt. Diese Beschreibung und Auffassung ist aber weder genau genug, noch überhaupt richtig. Die Grosshirnbläschen bilden sich nämlich im Wesentlichen wie die Augenbläschen, d. h. die seitlichen Erweiterungen an der vorderen und oberen Partie des ersten Hirnbläschens sondern sich von dem letzteren unter der Form eines Abschnürungsprocesses ab. Es bleibt also gleich anfangs an der betreffenden Stelle eine mittlere, am Abschnürungsprocess unbetheiligte Partie des ersten Hirnbläschens zurück, die sich keilförmig zwischen die Grosshirnbläschen hineinschiebt.“ — —

— — „Die Grosshirnbläschen sind Hohlkörper wie das erste Hirnbläschen und dementsprechend könnte man auch sagen, dass sie als seitliche Hohlknospen am vorderen und oberen Bezirk des Stammbläschens hervorwachsen.“

A. von Kölliker (3.) S. 231: „Ausser durch das Tentorium ist die Dura mater noch in einer anderen Beziehung auf die Gestaltung des embryonalen Gehirns von Einfluss. Es

bildet sich nämlich am Vorderhirn ebenfalls sehr früh von derselben aus die Hirnsichel und mit der Bildung derselben steht die Entwicklung dieses Hirntheils im innigsten Zusammenhang.“

Wilhelm His (4.) S. 110/11; „Unmittelbar nachdem zugleich mit der scharfen Abgliederung der Augenblasen die Furche zwischen dem Zwischenhirn und dem secundären Vorderhirn aufgetreten ist, ist letzteres noch unpaarig und enthält eine einzige Höhle als Fortsetzung der Höhle des Zwischenhirns. Bald jedoch tritt an ihm, vom vorderen Ende der Basis ausgehend, eine Furche auf, welche in seine vordere und in seine obere Wand einschneidet und welche dann an der Grenze des Zwischenhirns in zwei seitliche Schenkel auseinanderweicht. Durch diese Furche wird eine Theilung des Vorderhirns in die zwei Hemisphären angebahnt.“

Derselbe (5.) S. 131: „Die longitudinale Einschnürung des Vorderhirns findet ihren Grund in jener Verbindung, die für so viele Besonderheiten der Gehirnform wichtig ist, in der axialen Verbindung nämlich des Trichters mit dem vorderen Ende des Darmes. Aehnlich einem, der Länge nach über das Gehirn gelegten Bande schneidet der stärker gespannte mediane Streif erst in das Vorderhirn, später in das Zwischenhirn und schliesslich, obwohl unbeträchtlich, auch noch in das Mittelhirn ein. Dabei wird dieser Mittelstreifen am Vorderhirn und am Mittelhirn beträchtlich verdünnt, er wird zu einer dünnen Platte, die man als Deckplatte der Seitenventrikel und des dritten Ventrikels bezeichnen kann.“

Victor von Mihalkovics (6.) S. 23: „Eine besondere Aufmerksamkeit verdient zur Zeit der dreifachen Gliederung das primäre Vorderhirnbläschen.

Da in die Bildung der primären Augenblasen die ganze Seitenwand des primären Vorderhirnbläschens eingeht, so ist es klar, dass zur Zeit der dreifachen Gliederung alle jene Theile des Gehirns noch fehlen, welche nachher von den Augenblasen und der Stelle der Sehnervenkreuzung liegen. Insbesondere ist von der Anlage des Grosshirns s. str. noch nichts vorhanden, es kann also dieser Hirntheil nicht aus einer ferneren Gliederung des Vorderhirns hervorgehen, sondern muss in der Folge durch einen Auswachsungsprocess aus dem vorderen

Abschnitt des Vorderhirns entstehen. Dann kann aber auch der vordere Schlusstheil des Vorderhirns keine definitive Bildung sein, sie ist nicht jener Schlussplatte gleich, welche später das secundäre Vorderhirn am Stirntheil abschliesst.“

S. 30: „Das secundäre Vorderhirnbläschen wächst nicht in der ursprünglichen geraden Richtung der Hirnaxe aus, sondern in einem ventralwärts geneigten Bogen. Anfangs ist diese Krümmung sehr schwach, wird aber bald stärker, und es betheiligt sich an der Biegung auch die Axe des primären Vorderhirnbläschens.“

S. 34: „Die Verbindungslamelle, welche sich von der Sehnervenplatte auf den Schlusstheil des secundären Vorderhirns fortsetzt, heisst die embryonale Schlussplatte; sie ist nicht identisch mit der gewesenen Schlussplatte zur Zeit der dreifachen Gliederung, weil sie mit dem secundären Vorderhirn hervorgewachsen ist.“

S. 105: „Der Manteltheil des secundären Vorderhirns umschliesst anfangs einen gemeinsamen Hohlraum, der nach unten in weiter Verbindung mit der Höhle des Stammtheils und zugleich nach hinten mit jener des Zwischenhirns steht. Eine Theilung in eine rechte und linke Hälfte ist nur insofern angedeutet, als in der Medianlinie eine schwache Kerbe vorhanden ist.“ —

— — „Wenn die gemeinsame Hemipshärenblase eine gewisse Grösse erreicht hat, dann vergrössert sie sich nicht mehr in der ursprünglichen Gestalt und Richtung nach vorne. Durch einen Bindegewebsstrang, der in der Medianlinie einschneidet, wird sie in eine rechte und linke halbkugelartige Vortreibung abgetheilt, und wächst dann ein jeder der Seitentheile hauptsächlich in der Richtung nach hinten das Zwischenhirn bedeckend aus. Der Einschnitt heisst Mantelspalte, die beiden Hälften nennt man Hemisphärenbläschen und den median einschneidenden Bindegewebsstrang primitive Hirnsichel, nur soll wegen letzterer Nomenclatur gleich hier bemerkt sein, dass der Strang nicht nur die Anlage der Sichel, sondern auch anderer bindegewebiger Bildungen in der Mantelspalte ist.“

A. von Kölliker (7.) S. 234/35: . . . „Das secundäre Vorderhirn, dessen Entstehung aus dem mittleren Theil des primitiven Vorderhirns eben besprochen wurde, wandelt sich

bald nach seinem Auftreten in ein paariges Gebilde um, indem die seitlichen Theile desselben nach oben und hinten sich ausbuchten und durch eine starke Einbiegung vom Zwischenhirn sich scheiden, während auch an ihrer oberen Seite eine Längsfurche sich besser bemerklich macht, in welche ein von der Schädelwand ausgehender sagittaler Fortsatz, die primitive Hirnsichel, ragt."

C. Gegenbaur (8.) S. 359: „Am Vorderhirn ergeben sich die bedeutendsten Umgestaltungen. Diese beginnen damit, dass gesteigertes Wachsthum beider Hälften das bis dahin einfache Vorderhirnbläschen in zwei seitliche Abschnitte sondert, die Hemisphären. Dies trifft den vorderen und oberen Theil der Anlage. Eine von der Umhüllung des Gehirns aus von vorn und oben her sich einsenkende Bindegewebsmasse, die Anlage eines als Hirnsichel bezeichneten Dura-materfortsatzes, dem wir später noch begegnen, trennt beide Hemisphären von einander. Jene Einsenkung füllt jedoch nur den zwischen beiden Hemisphären entstehenden Raum, ist mehr eine Anpassung an eine hier sich bildende Lücke, als dass sie für die Scheidung der Hemisphären eine Ursache abgibt. Letztere ist in der bilateralen Entfaltung des Gehirns selbst zu suchen, wie sie sich auch an anderen Theilen des Centralnervensystems kundgibt."

Es dürfte sich zur Erleichterung der Uebersicht nun eine Gruppirung dieser verschiedenen Angaben empfehlen und wohl am zweckmässigsten nach den drei bereits Eingangs aufgeführten Gesichtspunkten.

Zunächst würde es sich also um die Frage der paarigen oder unpaaren Anlage handeln. Die erstere Ansicht, nämlich, dass die Hemisphären gleich paarig aus dem primären Vorderhirn auswachsen, finden wir nur bei den beiden ältesten Autoren: v. Baer und Reichert; die übrigen beobachteten alle eine unpaare Anlage. Interessant ist aber in dieser Hinsicht Reichert's Beobachtung „einer mittleren am Abschnürungsprocess unbetheiligten Partie", die er als einen Rest des „ersten Hirnbläschens", d. h. des primären Vorderhirns auffasst. Er hatte hier eine ganz richtige Beobachtung gemacht, auf die ich weiter unten noch näher zu sprechen komme, ihr aber zu wenig Gewicht beigelegt.

Die zweite Gruppe hätten wir nun nach dem anderen Gesichtspunkt, ob das Paarigwerden durch ein äusseres Causalmoment oder durch innere Wachsthumsbedingungen gegeben ist, weiter zu sondern.

His und Mihalkovics haben das von aussen wirkende mechanische Moment gemeinsam, nach ihnen kommt das Paarigwerden durch einen von aussen nach innen wirkenden Druck zu Stande, doch ist bei jedem die Ursache dieses Druckes eine andere. Die Theorie von His erscheint ganz abgesehen davon, dass die von ihm behauptete Verbindung zwischen Infundibulum und vorderem Ende des Darmes zur Zeit der Grosshirnanlage nicht mehr existirt, etwas zu gezwungen und gesucht und hat sich wohl auch aus diesem Grunde nicht lange zu behaupten vermocht.

Ungezwungener und weit einleuchtender ist dagegen die Erklärung von Mihalkovics, welche noch bis in die Gegenwart hinein (Edinger, Hertwig) Anerkennung und Verbreitung gefunden hat. Jedoch ist auch sie in neuerer Zeit in Zweifel gezogen, ja sogar direct negirt worden; vielleicht war auch hier der Grund dazu die zu starke Betonung des rein mechanischen Momentes. So hat Kölliker, der ja eigentlich der Vater dieser Hirnsicheltheorie ist, sie doch später, nachdem Mihalkovics diese Idee weiter ausgebaut hatte, wieder verlassen und scheint wie Gegenbaur, der ihr direct widerspricht, zu der Ansicht gelangt zu sein, dass die paarige Gestaltung in inneren Wachsthumsbedingungen gegeben ist.

Was nun den dritten Gesichtspunkt anbelangt, nämlich das Lageverhältniss des Grosshirns zur genetischen Axe des Hirnrohres uud zum Endpunkt dieser Axe, so ist eine Gruppirung danach kaum möglich, da alle bisher genannten Autoren eine ideelle Hirnaxe, und zwar fast jeder eine andere, aber keine genetische kennen. Eine solche ist erst in neuester Zeit festzulegen möglich gewesen, und zwar ist dies das Verdienst Kupffers. Dieser sieht den vorderen Pol der genetischen Axe in dem Punkt, in welchem die Ablösung des Hirns vom Exoderm am spätesten erfolgt, also an der Stelle, welche dem vorderen Neuroporus bei Amphioxus entspricht. Er entdeckte diese Stelle bei Accipenser in dem von ihm so benannten Lobus olfactorius impar, der als schnabelartiger Fortsatz hart über der

Commissura anterior hervorragt. Kupffer gibt in der betreffenden Abhandlung (9.) auch eine sehr übersichtliche chronologische Zusammenstellung der von den einzelnen Forschern aufgestellten ideellen Hirnaxen, auf welche ich hier verweisen möchte. Es würde nun meiner Ansicht nach zu weit führen, und auch ziemlich zwecklos sein, bei den einzelnen Autoren darüber Untersuchungen anzustellen, wohin sie die Anlage des Grosshirns in Bezug auf die genetische Axe verlegen, auch dürfte es bei den meistens sehr knappen Angaben kaum möglich sein, darüber in's Klare zu kommen. Dazu kommt noch, dass die durch K. E. v. Baer aufgestellte Fünfgliederung, die von allen oben citirten Autoren beibehalten wird, in neuerer Zeit ebenfalls durch die Untersuchungen von Kupffer (9.) sich als der natürlichen Entwicklung nicht entsprechend erwiesen hat. Diese bislang übliche Eintheilung ist durch Mihalkovics noch besonders ausgebaut worden, so dass es wohl berechtigt sein dürfte, diesen Autor als Hauptvertreter derselben zu betrachten und die übrigen in diesem Punkte zu vernachlässigen.

Nach Mihalkovics geht das sogenannte secundäre Vorderhirn durch Auswachsen in der Richtung der ventralwärts geneigten ideellen Axe, die in der embryonalen Schlussplatte endet, aus dem primären Vorderhirn hervor. Bei diesem Vorgang soll auch die ursprüngliche embryonale Schlussplatte in die Bildung des neuen Bläschens aufgehen, und die später so bezeichnete Partie soll daher mit der primären nicht identisch sein.

Kupffer (9.) hat nun zunächst nachgewiesen, dass die embryonale Schlussplatte als solche bestehen bleibt, dass ferner ein Auswachsen in der Richtung der Axe also ventralwärts überhaupt nicht stattfindet. Dagegen zeigt er, dass eine unpaare mediane Grosshirnblase dorsal hart hinter dem Lobus olf. imp. entsteht und kommt dann zu dem Schluss: „Ein secundäres Vorderhirn gibt es nicht, das dorsal hinter dem Axenende entstehende Grosshirn ist vielmehr ein Oberhirn, ein Epencephalon. Der vorderste mediane Abschnitt des dritten Ventrikels ist nicht als zum Stammtheil des Grosshirns gehörig zu betrachten, denn vom Recessus olf. imp. an bis zum Chiasma opt. entspricht die Vorderwand des dritten Ventrikels der ursprünglichen Vorderwand des Vorderhirns, welches bisher als

primäres bezeichnet wurde. Der bleibende Zusammenhang des Grosshirns mit dem Hirnstamm in der Medianebene muss dorsalwärts vom Lob. resp. Recess. olf. imp. an der Tela chorioid. sup. gesucht werden. — Damit wird die Unterscheidung eines Zwischenhirns im bisherigen Sinne überflüssig.“ — Der von Kupffer als Grosshirn bezeichnete Hirntheil ist aber identisch mit dem Mantel- oder Hemisphärentheil des Grosshirns der älteren Autoren. Ich habe nun bei meiner Arbeit von Schritt zu Schritt Gelegenheit gehabt, die Richtigkeit der Kupffer'schen Eintheilung zu beobachten und werde daher von diesem Standpunkt aus auch meine Untersuchungen und deren Ergebnisse besprechen. Zugleich bemerke ich hier, dass ich mich auch der von Kupffer eingeführten Benennung der einzelnen Hirntheile bedienen werde.

Bezüglich der Bestimmung des Endpunktes der genetischen Axe beim Huhn, das ja keinen Lob. olf. imp. wie Accipenser aufweist, möchte ich noch einige kurze Bemerkungen vorausschicken, ehe ich zu meiner Aufgabe übergehe. Kupffer gibt zur Orientirung an, dass der Lob. olf. imp. hart über der Commiss. ant. gelegen sei. Van Wijhe (10.), der schon vor ihm bei Vögelembryonen den vorderen Neuroporus, welcher ja dem Lob. olf. imp. bei Accipenser entspricht, entdeckte, machte die Beobachtung, dass sich derselbe mitten zwischen den beiden paarigen Riechgrubenanlagen befinde. Da nun aber der Neuroporus bei Vögeln immer nur in einem sehr frühen Stadium auffindbar, und andererseits die von van Wijhe angegebene Lagebestimmung für Medianschnitte nicht gut zu verwerthen ist, untersuchte ich, um für die Orientirung den natürlichen Anhaltspunkt zu gewinnen, eine Sagittalschnittserie eines dreitägigen Hühnerembryos, bei dem schon die erste Anlage der Commissura anterior vorhanden war, daraufhin, ob nicht die bei Kupffer erwähnte Lagebestimmung sich mit der von van Wijhe angegebenen decke. Ein zu diesem Zweck angefertigtes Reconstructionsmodell ergab, dass die Verbindungslinie der beiden Riechgruben die Hirncontour in der Medianebene genau über der Commissurenanlage schneidet. Hiernach dürfte wohl die Com. ant. auch beim Huhn als Anhalt zur Bestimmung des dem Lob. olf. imp. entsprechenden Punktes benützt werden. Bei jüngeren Embryonen, bei denen noch keine Andeutung der Commissur vorhanden ist, muss man auf den Recessus optic. als Orientirungspunkt zurückgreifen und

von hier aus unter Berücksichtigung einer der Commissurenanlage entsprechenden Strecke den vorderen Pol der genetischen Axe annähernd bestimmen.

Ich gehe nun zu meinen eigenen Untersuchungen über und beginne mit einer eingehenden Beschreibung der Objecte.

Wenn man eine Serie von Hühnerembryonen in Stadien von 3 zu 3 Stunden von etwa 26 Metameren an aufwärts in Rücksicht auf die Contouren des Vorderhirndaches in toto unter der Lupe untersucht, so bemerkt man bei einiger Aufmerksamkeit leicht von einem Stadium von ca. 30 Metameren an, dass das Dach durch eine anfangs seichte, später an Tiefe zunehmende Furche in einen vorderen grösseren und einen hinteren kleineren Abschnitt getheilt wird. Fertigt man von solchen Embryonen möglichst genaue Medianschnitte an, so erhält man Bilder, wie sie Fig. 1 repräsentirt. Geht man an der Hirnwand vom Recessus opticus, *ro,* nach vorn und dorsalwärts, so trifft man in der vorderen Contour einen leichten Knick, der mit *lo* bezeichnet ist und nach dem Vorausgeschickten, wenn man die noch fehlende Commissura anterior in Anrechnung bringt, der Lage des Lob. olf. imp. Kupffer's entspricht. Hier wäre also der Endpunkt der genetischen Axe, von dem aus wir uns zu orientiren hätten. Dorsal von ihm finden wir nun das Dach des Hirns durch Furchen in mehrere hinter einander liegende, verschieden stark gewölbte Kuppeln gegliedert. Dass wir in der mit *M H* bezeichneten blasenförmigen Auftreibung das Mittelhirn zu sehen haben, dürfte keinem Zweifel unterliegen. Gehen wir von der vorderen Grenzfurche desselben wieder zum Endpunkt der Axe vor, so treffen wir nacheinander noch dreiverschieden stark

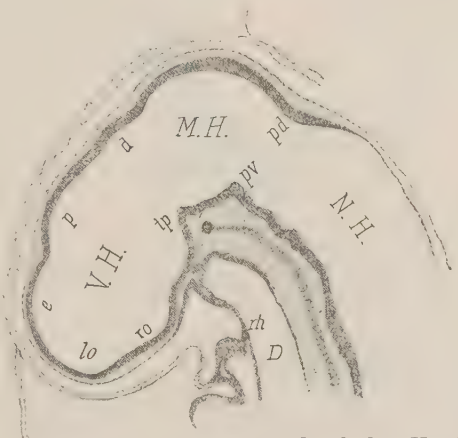

Fig. 1. Medianschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryo mit 30 Metameren (ca. 50—53 Std.).

ausgeprägte Vorwölbungen: die hinterste und flachste ist das Diencephalon, *d*, oder Schalthirn, die mittlere, *p*, das Parencephalon oder Nebenhirn, das dem Dach des früher sogenannten Zwischenhirns entspricht. Nun bliebe noch die vorderste Ausstülpung, *e*, die weitaus die bedeutendste ist und genau bis zum vorderen Hirnpol sich erstreckt, dies ist die Anlage des Grosshirns oder des Epencephalon, wie es Kupffer sehr treffend bezeichnet in Rücksicht auf seine Lage zur genetischen Axe. Dieses ist in seiner mittleren Partie unpaar, jedoch lässt sich ganz leicht an Querschnittbildern erkennen, dass die seitlichen Partien der Wandung desselben schon in den frühesten Stadien die ausgesprochene Neigung zeigen, paarig auszuwachsen.

Ich habe in Fig. 2 und 3 zwei Querschnitte von Embryonen mit ca. 33 Metameren (= 53—55 Std.) gezeichnet, die ein solch frühestes Stadium repräsentiren. In Fig. 2, die der Gegend der Riechgruben entnommen ist, stellt sich der Querschnitt des vorderen Hirnrohres wie der Längsschnitt einer kurzen und dicken Spindel dar. Dorsale und ventrale Partie wären schwer zu unterscheiden, wenn nicht die Lage der Carotis interna, *Ca. i.*, und die obere stärker gewulstete Lippe der Riechgrube (hier der linken, da der etwas schräg zur Axe verlaufende Schnitt von hinten gesehen wird) Anhaltspunkte gäben. Die Boden- und Dachpartie der Wand sind am dünnsten, während nach den Riechgruben zu mit der zunehmenden Vorwölbung auch die Mächtigkeit der Wandung ansteigt, bis sie die grösste Dicke gegenüber den Riechgruben erreicht. Bemerkenswerth ist die zwischen Hirndach und Bodenplatte mittlere Lage der letzteren, sie bilden sich genau den Polen der kurzen Querschnittsaxe gegenüber; später ändert sich dies Verhältniss, wie wir bald sehen werden. Eine Abgrenzung des Epencephalon gegen den unteren Hirntheil ist nicht recht

Fig. 2. Querschnitt (in Bezug auf die Hirnaxe) durch den Kopf eines Hühnerembryos von ca. 33 Metameren, aus der Riechgrubengegend.

ausgesprochen, höchstens in den unteren seichten seitlichen Einbuchtungen der Ventrikelwand gegenüber der Carotis interna. Bemerkenswerth sind zugleich in Rücksicht auf die späteren Stadien die entsprechend liegenden oberen seichten Einbuchtungen.

In der Gegend der Augenstiele dagegen, aus der Fig. 3 einen Schnitt darstellt, ist die Abgrenzung des Epencephalon durch die ventral und seitlich ausgewachsenen Augenblasen sehr deutlich. Boden- und Dachplatte sind ebenfalls dünn, während die Dicke der Hirnwand im mittleren Theil am stärksten ist. Die Carotis interna liegt hier in dem Winkel zwischen Augenstiel und lateraler Hirnwand. Ausser der Carotis findet man ziemlich constant zu beiden Seiten der oberen Kuppe Gefässlumina, wie sie in Fig. 3 gezeichnet sind. Sie sind nicht immer so klaffend und auffallend wie hier, wo sie wahrscheinlich schräg getroffen wurden, auch liegen sie mitunter der Hirnwand dichter an, nach vorne zu verlieren sie sich im umgebenden Mesenchym. Diese Gefässe gehören zweifelsohne dem Verzweigungsgebiet der Carotis interna an. Ihnen gegenüber bemerkt man auch eine leicht angedeutete Abgrenzung der mittleren Dachpartie von den verdickten Seitenwänden, die den in Fig. 2 beobachteten seichten oberen Einbuchtungen entspricht. Das die Hirnblase rings umgebende Mesenchym ist im Allgemeinen überall gleich dicht, nur oben am Scheitel im Gebiet der dünnen Dachpartie ist es auffallend lockerer und zellärmer.

Fig. 3. Querschnitt (in Bezug auf die Hirnaxe) durch den Kopf eines Hühnerembryos von ca. 33 Metameren, aus der Gegend der Augenstiele.

Untersucht man weiterhin einen nur um 2—3 Stunden älteren Embryo von ca. 36 Metameren, so findet man eine

ganz andere Configuration des Vorderhirns. In Fig. 4—6 gebe ich eine Reihe von Schnitten von einem solchen Embryo, die verschiedenen Gegenden entnommen sind. Fig. 4 stellt wieder einen Querschnitt aus der Riechgrubengegend dar. Aus der Spindelfigur ist durch seitliches Auswachsen der oberen Partien der Seitenwände eine Birnform geworden. Die dünne mittlere Dachpartie, die eigentliche dorsale Kuppe des Epencephalon, hat jedoch dabei ihre Selbständigkeit völlig gewahrt, und zwei seichte Furchen, wie sie schon in Fig. 2 u. 3 in der oberen seitlichen Partie der Ventrikelwand durch leichte Einbuchtungen angedeutet waren, grenzen jetzt die kleine mittlere Kuppe von den seitlichen Ausbuchtungen ab. Im auffallenden Gegensatz zu Fig. 2 nimmt die Ventrikelwand ganz plötzlich gegen diese Ausbuchtungen hin an Dicke zu, in welch' letzteren sie dann auch ihre grösste Mächtigkeit erreicht, um dann ventralwärts erst allmählich etwas an Stärke zu verlieren, bis sie schliesslich ebenso plötzlich in den sehr dünnen Bodentheil übergeht.

Fig. 4. Huhnembryo mit ca. 36 Metameren. Querschnitt aus der Riechgrubengegend.

Ebenfalls sehr auffällig ist die in diesem Stadium bedeutend veränderte Lagebeziehung der Riechgruben zur Seitenwand des Ventrikels im Vergleich mit Fig. 2. Sie sind gleichsam durch die mächtig nach oben und seitlich sich entfaltenden lateralen Partien des Epencephalon nach aussen und unten verdrängt worden.

Die Carotis interna findet sich ungefähr an derselben Stelle wie in Fig. 2: das Gefäss ist hier etwas schräg getroffen. Ueber dem Hirndach in den Einsenkungen zu beiden Seiten

der mittleren kleinen Kuppe, *e*, tauchen jetzt auch Gefässe auf, die jedenfalls zu den in Fig. 3 beschriebenen oberen in Beziehung stehen. Denn da sie sich auch an derselben Stelle in Fig. 5 finden (die bezüglich der Region ungefähr Fig. 3 entspricht), liegt der Schluss nahe, dass diese Gefässe in Folge des Auswachsens der lateralen Partien des Epencephalon in die eben erwähnten Einsenkungen verlagert worden und mit zunehmendem Wachsthum des Embryos auch bis in die Riechgrubenregion vorgedrungen sind, wo sie im vorhergehenden Stadium (cf. Fig. 2) noch nicht zu bemerken waren. Von den kleineren und meist noch wenig scharf begrenzten Gefässquerschnitten, die jetzt allmählich reichlicher auftauchen, sehe ich ab, da sie bezüglich ihrer Lage zum Hirn und umgebenden Mesenchym durchaus inconstant sind. Letzteres zeigt jetzt auch schon in dem Schnitt aus der Riechgrubengegend ein ähnliches Verhalten wie in Fig. 3; es ist oberhalb der Dachplatte auffallend lockerer und zellärmer als in den übrigen Regionen.

Fig. 5, die einen Querschnitt dicht vor den Augenstielen wiedergibt, zeigt im Wesentlichen dieselbe Configuration. Die

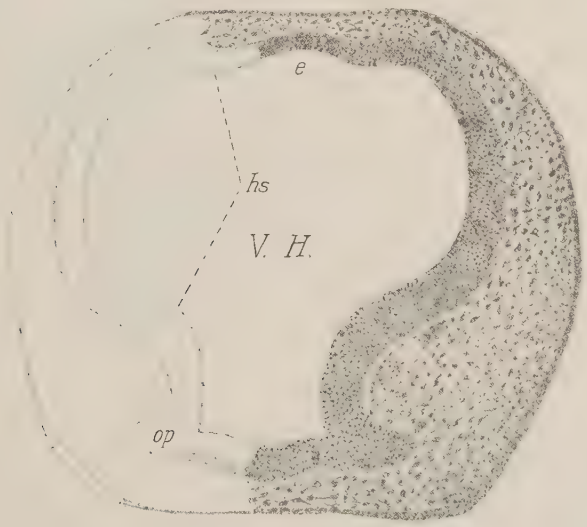

Fig. 5. Huhnembryo mit ca. 36 Metameren. Schnitt kurz vor den Augenstielen.

Ausstülpungen haben hier keine so mächtige Wandstärke, auch ist der Uebergang zu der immerhin dünneren Dachpartie ein sehr allmählicher, doch sind sie entsprechend dem von vorn nach hinten (caudal) zu nehmenden Rauminhalt des Ventrikels etwas voluminöser. Bemerkenswerth ist auch noch ihre in

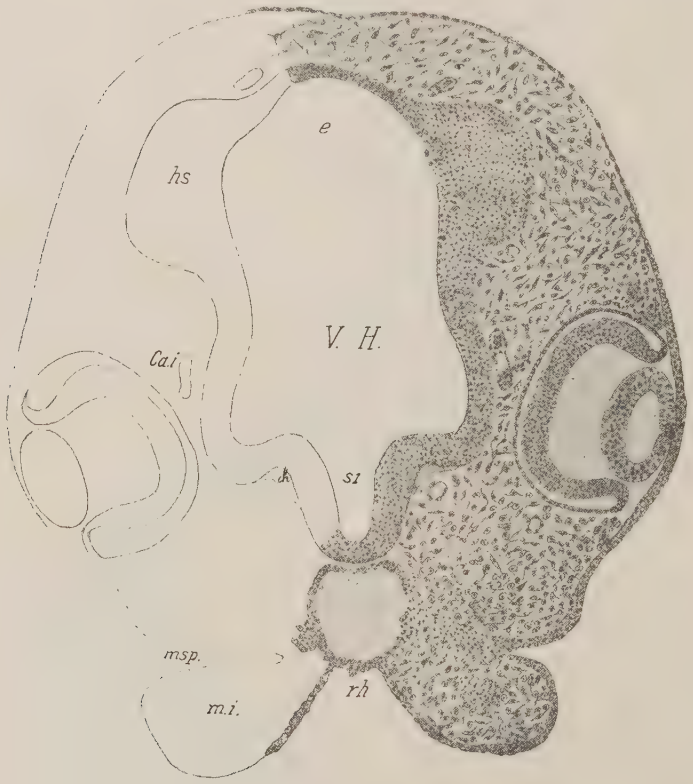

Fig. 6. Huhnembryo mit ca. 36 Metameren. Schnitt kurz hinter den Augenstielen.

diesem Schnitt sehr deutlich ausgesprochene laterale Wachsthumstendenz, die auch schon in Fig. 4 bemerkt wurde. Die charakteristische kleine Kuppe, *e*, im Gebiet der dünnen Dachpartie ist, wie in der vorigen Figur, durch die seitlichen Furchen isolirt und liegt jetzt mit den beiden höchsten Punkten

der lateralen Ausbuchtungen in einer Linie. Der ventrale Theil des Prosencephalon ist infolge der Nähe der Augenstiele verbreitert, zu beiden Seiten seines tiefsten Punktes befinden sich bereits Fasermassen des Chiasmas.

Gefässe und Mesenchym verhalten sich wie in Fig. 4 bezw. 3, letzteres ist wieder oberhalb der dünnen Dachkuppe am lockersten. Das Exoderm wird in diesem Stadium an der Ventralfläche des Kopfes deutlich mehrschichtig, wie schon in Fig. 4 zu bemerken ist, während es an den dorsalen Partien noch lange einschichtig bleibt.

Der letzte Schnitt, den ich von diesem Embryo in Fig. 6 wiedergebe, entstammt der Gegend kurz hinter den Augenstielen. Zur Orientirung bemerke ich, dass die Rachenhaut, *rh*, in diesem Stadium gerade perforirt ist; was man daher in der Figur sieht, ist nur der zerfetzte obere Rand der Durchbruchstelle. Im Verhalten von Mesenchym, Gefässen und Exoderm hat sich nichts Wesentliches geändert.

Der Hirnquerschnitt zeigt nun an der Stelle der bisher beobachteten seitlichen Auswachsungen scheinbare Verdickungen der Hirnwand, die aber, wie die vollständige Schnittserie zeigt, allmählich, je weiter man nach vorn geht, von der Ventrikelseite her ausgehöhlt werden, während der äussere convexe Umfang an Ausdehnung gewinnt. Schliesslich gehen sie in die seitlichen Ausbuchtungen des Epencephalon über; diese anscheinenden Verdickungen sind also die caudalen Kuppen derselben. Es dürfte nun kaum zweifelhaft sein, dass man in diesen paarigen Ausbuchtungen der lateralen Partien des Epencephalon, welche sich der Länge nach von vorn nach hinten erstrecken, die erste Anlage der Hemisphären, *hs*, zu erblicken hat.

Eine Reihe ganz ähnlicher Querschnittbilder, jedoch von einem 3 Tage alten Embryo, bieten die Fig. 7—10. Der Hauptunterschied von dem vorigen Stadium besteht in der bedeutenderen Entwicklung der Hemisphären, die die kleine mittlere Kuppe bereits völlig überragen und ein jetzt hauptsächlich dorsal gerichtetes Wachsthum zeigen.

In allen vier Abbildungen ist das Exoderm oben einschichtig, unten mehrschichtig; das Mesenchym verhält sich ebenso charakteristisch wie in den früheren Stadien, ebenso die Gefässe, nur sieht man jetzt immer mehr neue Lumina auftreten, besonders constant finden sie sich in den Einbuchtungen der Hirnwand.

Fig. 7 und 8. Zwei Schnitte aus der Riechgruben-gegend von einem 3tägigen Huhnembryo. (Die Schnitte folgen ziemlich dicht hintereinander.)

Fig. 7 u. 8 stellen zwei nahe aufeinander folgende Schnitte aus der Riechgrubengegend dar. Die Hemisphären erscheinen im Querschnitt wie Ohren, die dem Vorderhirnbläschen aufsitzen. In Fig 7 ist der vorderste Theil der Hemisphären getroffen, der, wenn man die Serie noch weiter nach vorn verfolgt, im Gegensatz zu dem kuppenförmigen caudalen Theil den Eindruck eines halbrunden Stranges macht, der mit seiner flachen Seite dem Ventrikel anliegt und nach vorn und ventralwärts immer dünner wird, bis er ganz vorn mit einer stumpfen Spitze endet.

Die Riechgruben scheinen in beiden Figuren noch mehr nach abwärts gedrängt zu sein, wie im vorigen Stadium, doch ist das nur scheinbar so, weil ihr Fundus, der viel tiefer gegen das Hirn zu liegt und ungefähr die Lage wie in Fig. 4 hat, auf diesen Schnitten nicht getroffen ist.

Fig. 9. 3tägiger Huhnembryo. Schnitt kurz vor den Augenstielen.

Nach hinten (caudalwärts) nehmen nun wieder die Hemisphären an Volumen zu, wie Fig. 9 zeigt, doch überragen sie in dieser Region (kurz vor den Augenstielen) den dünnen Dachtheil nicht so sehr wie in Fig. 7 und 8. Bemerkenswerth sind noch die neu hinzugekommenen seitlichen kleinen Kuppen, welche ausserhalb von den Grenzfurchen der mittleren sich finden und ihrerseits auch wieder durch solche von den Hemisphären geschieden sind. In dieser Abbildung ist auch wieder das Abnehmen der Wandstärke der Hemisphären nach hinten (caudalwärts) zu im Vergleich mit Fig. 8 recht gut wahrzunehmen.

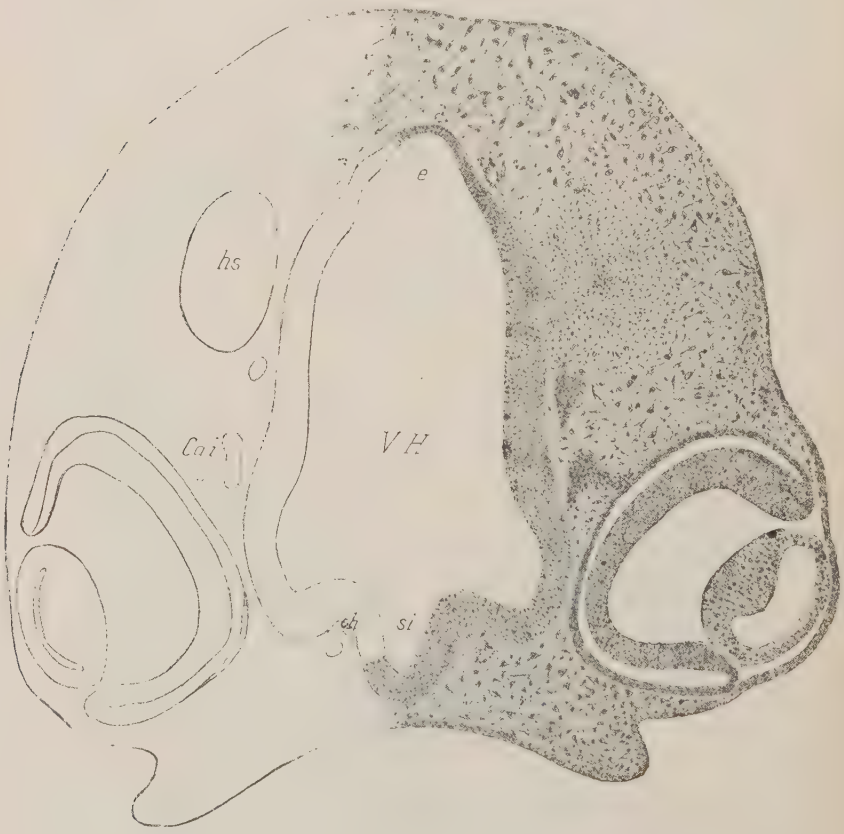

Fig. 10. 3tägiger Embryo. Schnitt kurz hinter den Augenstielen.

Fig. 10 entspricht ganz der Fig. 6, nur dass hier die caudalen Kuppen vom Stammtheil schon besser abgeschnürt sind.

Einen Medianschnitt eines solchen 3 tägigen Embryos stellt Fig. 11 dar. Die Commissura ant. ist bereits angelegt, wenn auch noch kein Faserbelag, wie bei dem dahinter liegenden Chiasma zu bemerken ist. Hart oberhalb derselben finden wir einen Knick in dem Contour, aber noch viel stärker ausgeprägt

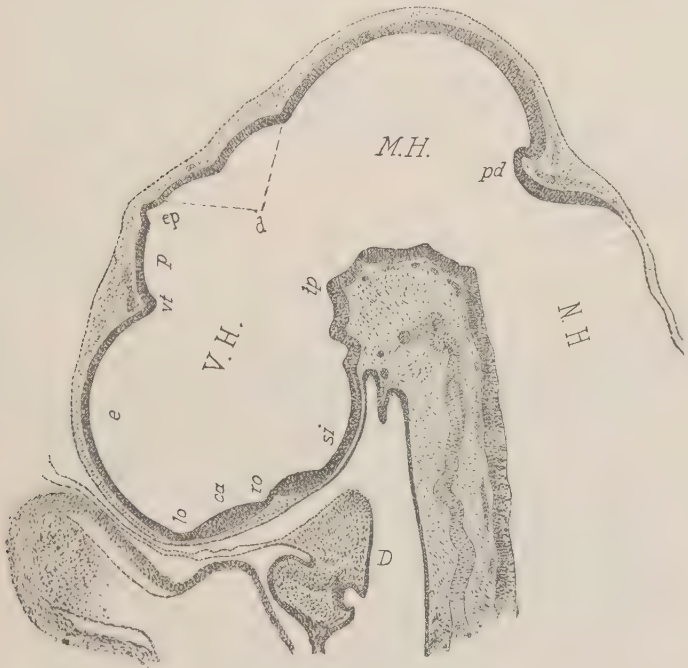

Fig. 11. Medianschnitt durch den Kopf eines 3 tägigen Huhnembryos.

als in Fig. 1. Diese Stelle entspricht dem Lob. olf. imp. bezw. dem Endpunkte der genetischen Axe. Von hier aus orientiren wir uns leicht wieder über die einzelnen Theile des Daches, in dessen Mitte jetzt auch schon die Zirbelanlage, *ep,* deutlich hervortritt. Besonders beachtenswerth ist aber in diesem Stadium die mächtige Entfaltung der medianen Partie des Epencephalon. Dieser Schnitt gibt uns daher die Erklärung, weswegen in

den Querschnitten die mittlere Kuppe bis jetzt noch immer relativ wenig, ausser in den vordersten Partien hinter den gleichfalls dorsal strebenden Hemisphären zurückblieb.

Dies ändert sich aber schon innerhalb der nächsten 24 Stunden, wie ein Blick auf den Medianschnitt in Fig. 12 lehrt, der von einem 4 1/2 Tage alten Embryo angefertigt wurde. Die mediane Dachpartie liegt jetzt tief zwischen den Hemisphären, nur im vorderen Theile hat sich ihre dorsale Wachsthumstendenz

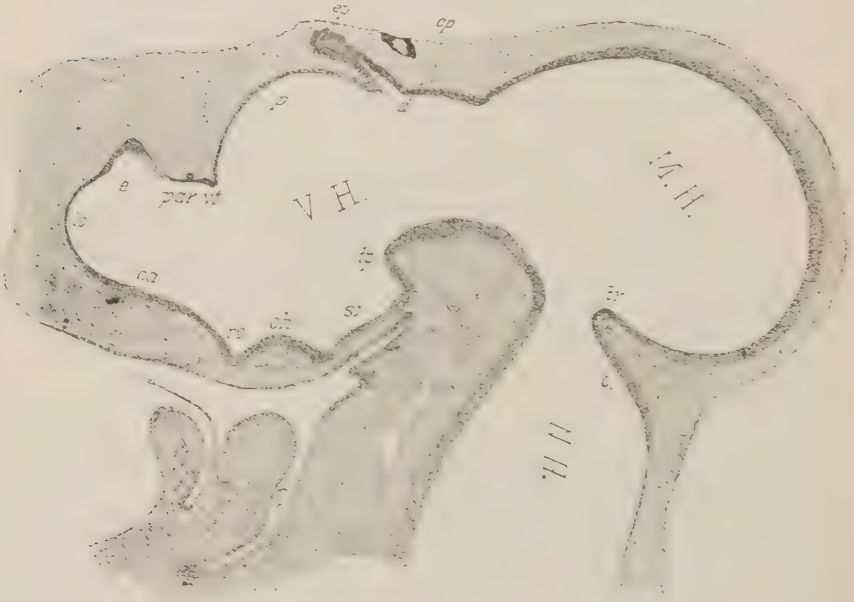

Fig. 12. Medianschnitt durch den Kopf eines 4 1/2 tägigen Embryos.

stärker ausgeprägt erhalten, so dass hier eine kleine hutförmige Hervorragung entstanden ist. Dicht hinter dieser bemerkt man ein kleines Knötchen, die Paraphysis, *par*, die hier bereits ziemlich ausgebildet ist und die auch in dem bald zu erwähnenden Flachschnitt, Fig. 17, erkannt wird.

Die Hemisphären sind jetzt viel mächtiger geworden, wie das beigefügte Contourbild, Fig. 12 a, und die Querschnittserie, Fig. 13—16, von demselben Stadium zeigen.

Zur leichteren Orientirung, welchen Regionen die einzelnen Schnitte in Bezug auf den Medianschnitt in Fig. 12 entnommen sind, füge ich ein Schema (Fig. 12a) des letzteren bei, in welches an den betreffenden Stellen Linien mit den Nummern der Figuren versehen, eingezeichnet sind.

Für das Exoderm gilt dasselbe wie bisher. Zwischen den mächtig dorsalwärts strebenden Hemisphären, die auch bereits histologische Differenzirung ihrer Wandung zeigen, befindet sich jetzt vorne ein tiefer Spalt, auf dessen Grund wir die verdünnte mediane Dachpartie des Epencephalon wiederfinden. Das Mesenchym fängt jetzt in diesem Spalt an dichter zu werden und ist bereits mit zahlreichen Gefässlumen durchsetzt. Die ersten Spuren hierfür sind aller dings schon im Verhalten der Gefässe dieser Region im vorigen Stadium zu bemerken, wie aus Fig. 7—9 zu ersehen ist.

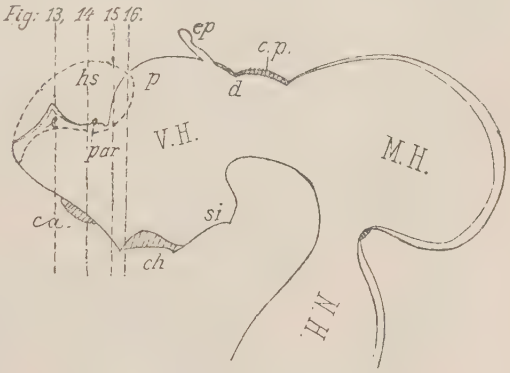

Fig. 12a. Contourschema von Fig. 12. (Die mit Fig. 13, 14, 15, 16 bezeichneten Linien beziehen sich auf die folgende Querschnittsserie Fig. 13—16).

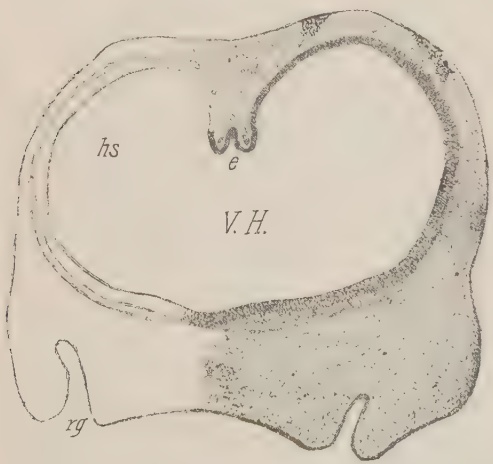

Fig. 13. Querschnitte aus den in Fig. 12a bezeichneten Regionen ($4^1/_2$tägige Embryo).

Der Schnitt in Fig. 13 ist, wie aus dem Contourbild ersichtlich, gerade durch die Spitze der hutförmigen Hervorragung geführt worden. Letzterer entspricht die kleine spitze Erhebung in der Spalte zwischen den Hemisphären. Die in diesem Schnitt mitgetroffenen Riechorgane, *rg*, sind in diesem Stadium schon zu Riechfurchen ausgewachsen und durch die vorgeschrittene Ausbildung des Gesichtstheils gegen das Hirn bedeutend verlagert worden, so dass ihre jetzige ventrale Lage nicht mehr auf Rechnung der Hemisphärenbildung zu setzen ist.

In dem folgenden Bilde, Fig. 14, ist diese kleine spitze Ausstülpung nicht mehr vorhanden, da es aus der dahinter

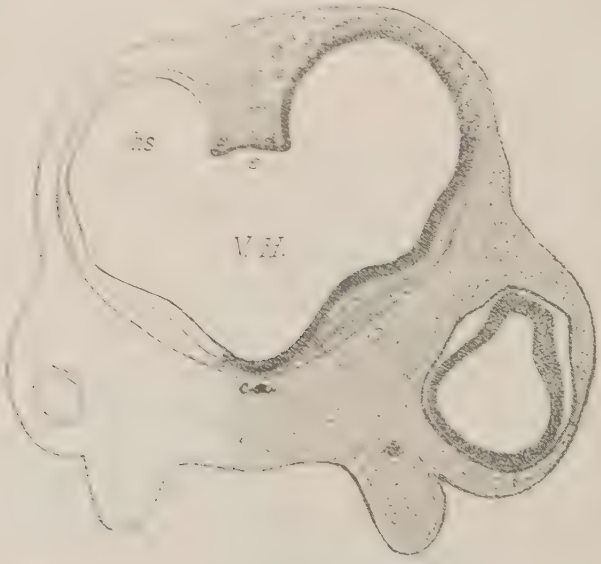

Fig. 14. Querschnitt aus den in Fig. 12a bezeichneten Regionen (4½tägiger Embryo).

liegenden Region entnommen ist (s. Fig. 12a). Jedoch zeigt auch dieser ganz eingesunkene Theil im Querschnitt immer noch eine ganz bestimmt ausgesprochene Wölbung nach aussen.

Die Querschnitte in Fig. 15 und 16 greifen schon in das vorderste Gebiet des Parencephalon über, da die caudalen Kuppen der Hemisphären jetzt bereits so weit nach hinten ragen, dass sie das Parencephalon zwischen sich fassen. Der bereits

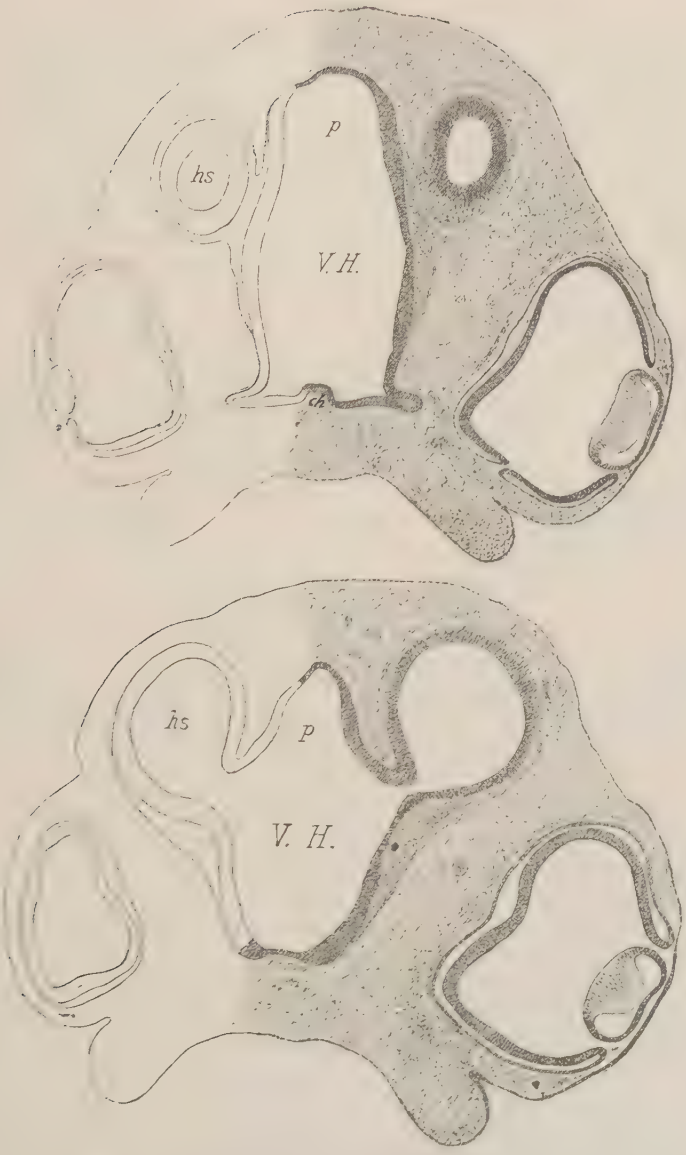

Fig. 15 und *16*. Querschnitte aus den in Fig. 12a bezeichneten Regionen (4½tägiger Embryo).

in Fig. 10 in dieser Gegend beobachtete Abschnürungsprocess der Hemisphären vom Stammtheil ist in diesem Stadium erheblich weiter gediehen.

Ich füge nun noch in Fig. 17 und 18 zwei aufeinanderfolgende Flachschnitte von einem ebenso alten Embryo bei, die das Verhältniss des mittleren unpaaren Theils des Epencephalon zu den paarigen Theilen, den Hemisphären, sowie die Lage der letzteren zum Parencephalon ohne weitere Beschreibung genügend illustriren.

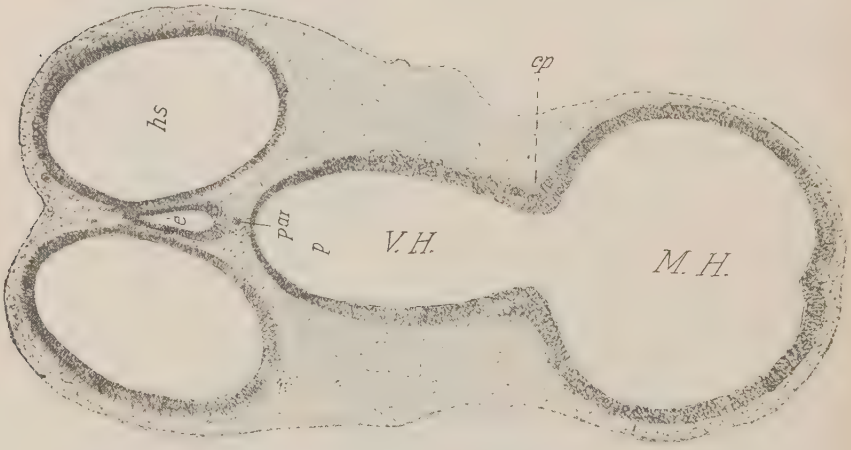

Fig. 17. Flachschnitt. 4½tägiger Embryo.

Suchen wir uns jetzt nach Betrachtung des Materials ein Bild von der Anlage des Grosshirns bei Amnioten zu machen, so dürfte sich der Vorgang wohl ungefähr folgendermassen gestalten.

Bei einem Embryo von ca. 54 Brutstunden mit beiläufig 30—33 Metameren bemerkt man, dass das Dach des Vorderhirns sich durch eine seichte Furche in zwei aufeinanderfolgende Kuppeln (Fig. 1), das Epencephalon und das Parencephalon, zu theilen beginnt. Betrachtet man einen solchen Embryo in toto unter der Lupe oder untersucht man Medianschnitte, so glaubt man eine noch unpaare Grosshirnanlage zu sehen. Macht man aber Querschnitte, so bemerkt man, dass zugleich mit der dorsalen Ausstülpung auch ein laterales paariges Auswachsen beginnt. Es findet also eine Dreitheilung statt.

Dieses merkwürdige Verhalten, das bislang in der Literatur so geringfügige Beachtung gefunden, hat bereits Reichert beobachtet, wie aus dem in der Einleitung angeführten Citat hervorgeht, doch legte er kein Gewicht darauf und beobachtete auch nicht das weitere Verhalten „der mittleren am Abschnürungsprocess unbetheiligten Partie“. Auch His (11) fand diesen mittleren Theil als kammförmigen Vorsprung auf dem „Hemisphärenhirn“ bei menschlichen Embryonen, ohne aber von ihm und seinem späteren Schicksal Notiz zu nehmen.

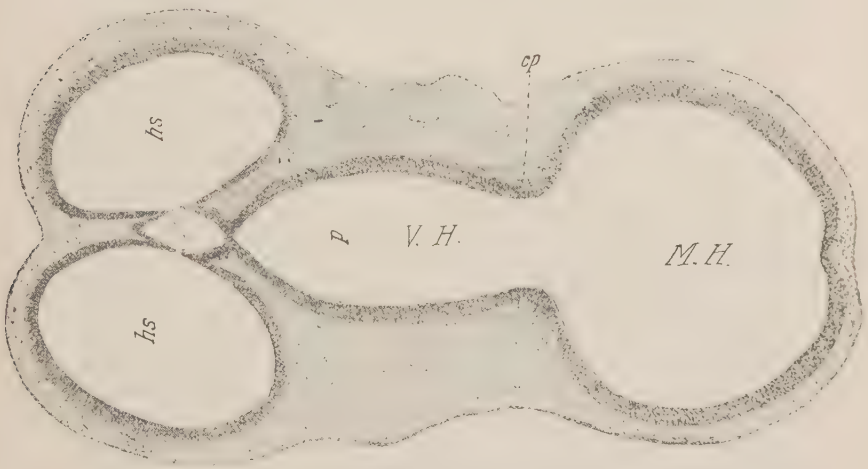

Fig. 18. Flachschnitt. 4½ tägiger Embryo.

Verfolgen wir nun zunächst durch die einzelnen Stadien hindurch das Verhalten dieser Dachpartie, so fällt zunächst die geringe Dicke ihrer Wand auf, ferner dass sie Anfangs noch die Kuppen der Hemisphären überragt oder sich doch wie in Fig. 5 in gleicher Höhe mit ihnen hält, wodurch die Dreitheilung besonders charakteristisch zum Ausdruck kommt. Später bemerken wir, dass sie von den mächtig entwickelten Hemisphären überragt wird, aber trotzdem ihre dorsale Ausbuchtung nicht verliert und sich von den Hemisphären seitlich noch scharf abgrenzt (cf. Fig. 7—10). Diese charakteristische dorsale Wachsthumsrichtung bleibt auch noch in der Tiefe zwischen den Hemisphären bestehen und scheint sich noch einmal bis zu

jener merkwürdigen hutförmigen Bildung (Fig. 12 und 13) zu steigern, bevor die überhandnehmenden Plexusbildungen ihr ein Ziel setzen. Dieser mittlere Theil des Vorderhirndaches repräsentirt gewissermassen die dorsale Wachsthumstendenz des ganzen Organes, und man ist leicht geneigt, ihn als das unpaare Epencephalon sensu strictiori anzusprechen, das bei den Amnioten zwar angelegt, aber durch die es sehr früh überwuchernden Hemisphären gleichsam erdrückt wird und rudimentär bleibt. Jedenfalls kommt ihm eine hohe morphologisch-phylogenetische Bedeutung zu, wie sie Burkhardt (12) für die ependymatöse und sehr constante Medianzone gegenüber den sehr variabeln Lateralzonen aufstellt.

Aus den variabelsten Lateralzonen, den dorsalen, gehen die Hemisphären hervor. Das Verhalten ihrer ersten Anlagen ist nun ein wesentlich anderes, wie das schon durch den Ort und die grössere Mächtigkeit derselben bedingt ist. Auch diese Ausbuchtungen erstrecken sich, wie die der medianen Partie, über die ganze Längsausdehnung des Epencephalon, jedoch bilden sie keinen gleichmässig starken seitlichen Wulst, sondern sind am caudalen Theil, der eine nach hinten gerichtete Kuppe bildet, entsprechend dem hier grösseren Umfang des Stammbläschens bedeutend voluminöser als am vorderen Theil, wo sie stielförmig enden; auch folgen sie der nach oben gerichteten Convexität des Epencephalon. Es ergibt sich daher eine äussere Form, die His ganz treffend mit einer Retorte oder einer etwas verbogenen Birne vergleicht.

Die ersten Anlagen der Hemisphären scheinen eine rein seitliche Wachsthumsrichtung zu haben, da im Querschnitt der äusserste Punkt ihrer Convexität lateral liegt, aber später geht neben dieser eine dorsale einher, welche sich in Querschnitten leicht an den bei Fig. 8 und 9 besprochenen kleinen seitlichen Kuppen erkennen lässt, die sammt den sie nach aussen begrenzenden Furchen nichts weiter als ein Product der jetzt bestimmter ausgesprochenen dorsalen Wachsthumsrichtung sind. Zu dieser gesellt sich nun noch in diesem Stadium eine caudal gerichtete, die bald so bedeutend zunimmt, dass das Parencephalon nach und nach ganz von den Hemisphären eingeschlossen wird. Hand in Hand mit letzterer geht dann noch ein Abschnürungsprocess der caudalen Kuppen, wie die Fig. 15—18 deutlich zeigen.

Anhangsweise möchte ich hier noch beifügen, dass die kammförmige mediane Partie des Epencephalon ausser beim

Menschen (His 11) und Huhn, auch sehr schön bei Schafembryonen zu beobachten ist.

In sehr innigem Zusammenhang steht mit diesen ganzen Wachsthumsvorgängen das merkwürdige Verhalten des Exoderms. Dasselbe bleibt während der Entwicklung des Grosshirns an der vorderen dorsalen Partie des Kopfes einschichtig, während es in der ventralen sehr früh mehrschichtig wird (cf. Fig. 4 und 5). Es dürfte hier die Annahme nahe liegen, dass durch das wachsende Grosshirn ein von innen nach aussen gerichteter Druck auf die nächste Umgebung ausgeübt wird, der seine Wirkung am Exoderm in einer Dehnung desselben zu erkennen gibt.

Fassen wir nun die Resultate unserer Untersuchungen in Rücksicht auf die Eingangs aufgestellten drei Gesichtspunkte noch einmal zusammen, so ist zunächst ohne Weiteres die rein dorsale Lage der Grosshirnanlage zur genetischen Axe aus den beigebrachten Abbildungen ersichtlich. Nach den obigen Auseinandersetzungen über die Auffindung des Endpols der genetischen Hirnaxe bei Hühnerembryonen ist es leicht, an jedem Medianschnitte den Punkt mit grösster Genauigkeit festzulegen.

Was nun die Frage nach der primären Form unseres Organs anlangt, ob es unpaar oder paarig angelegt wird, so muss man sagen: Keines von beiden ist der Fall, sondern es findet von Anfang an mit Beginn der Abgrenzung des Epencephalon vom Parencephalon eine Dreitheilung statt, in einen unpaaren, mittleren und rudimentär bleibenden Theil, das unpaare Epencephalon s. str., und in zwei paarige zu mächtiger Entfaltung gelangende birnförmige Ausstülpungen der Seitenwände, die Hemisphärenblasen.

Hiermit erledigt sich auch zum Theil die dritte Frage nach dem Vorgang des Paarigwerdens.

Von der falschen Voraussetzung einer rein unpaaren Anlage des Grosshirns ausgehend, suchte man nach irgend einer äusseren Ursache, die die Theilung in zwei Hälften bedingen sollte. Sehr naheliegend war es, äussere mechanische Momente zur Erklärung heranzuziehen. Ein in der Medianlinie wirkender Druck, sei es nun in Gestalt eines passiven Hemmnisses (His) oder einer activen stetig zunehmenden Kraft (Mihalkovics), war die einzig denkbare äussere mechanische Ursache, die hier in Betracht kommen konnte.

Beschäftigen wir uns zunächst mit der Theorie von Mihalkovics, die von beiden die bekannteste ist, und die endlich einmal definitiv zu widerlegen ich für wichtig erachte, da sie immer noch in manchen Lehr- und Handbüchern, selbst neuester Auflage, zu finden ist.

Was gleich bei Betrachtung irgend welcher hieher gehöriger Präparate jedem Unbefangenen auffallen muss, ist die ganz verschiedene Consistenz der bei dieser Theorie in Frage kommenden Gewebsarten: Auf der einen Seite das festgefügte, mehrschichtige Cylinderepithel des Hirnrohres, auf der anderen das lockere, schwammige, nachgiebige, embryonale Bindegewebe. Dieses, bisher meist als Lückenbüsser bekannt, soll nun durch vermehrtes Wachsthum und dadurch bedingtes Dichterwerden (cf. Bindegewebsstrang von Mihalkovics) nicht nur sein grosses Minus an Widerstandsfähigkeit ausgleichen, sondern auch noch ein so grosses Plus an lebendiger Kraft produciren, dass es in das Grosshirnbläschen gleichsam wie ein stumpfes Messer bezw. wie ein straff gespannter Strang in einen mässig prall geblähten Gummiballon eine Furche eindrückt. Das ist doch mindestens unwahrscheinlich, wenn auch nicht ganz undenkbar!

Denn man könnte zu Gunsten der Theorie einwenden, dass die verdichtete Bindegewebsmasse, also die „primitive Hirnsichel", das Grosshirnbläschen ja gerade an seiner schwächsten Stelle, an der verdünnten medianen Partie treffe. Doch auch dieser Einwand erweist sich bei genauerer Untersuchung als völlig unhaltbar. Zunächst existirt nämlich während des ganzen Vorganges des Paarigwerdens gar keine „primitive Hirnsichel", ja nicht einmal eine Verdichtung des Bindegewebes lässt sich an der fraglichen Stelle beobachten, sondern das Gegentheil ist der Fall: es ist das Mesenchym gegenüber der Dachpartie des Epencephalon weitaus am lockersten und zellärmsten, wie ich bei Besprechung der Querschnitte nachgewiesen habe. Es könnte ja nun noch sein, dass das Huhn hierin eine Ausnahme macht, und Mihalkovics, der seine Untersuchungen auch an Kaninchen- und Schafembryonen anstellte, die „primitive Hirnsichel" bei diesen wirklich beobachtet hätte. Ich habe aber auch Schafsembryonen daraufhin untersucht und diese Verhältnisse genau wie beim Hühnchen gefunden. Es verhält sich also so, wie Gegenbaur bereits vermuthete: Die Falx ist nichts weiter als eine Anpassung des Mesenchyms an eine sich zwischen den Hemisphären bildende Lücke. Die Falx ist die Folge der Hemisphärenbildung aber nicht die Ursache.

Hiermit dürfte die Theorie mit der „primitiven Hirnsichel“ eigentlich hinlänglich widerlegt sein, doch möchte ich noch auf zwei Punkte aufmerksam machen, die selbst, wenn irgend eine „strangförmige“ Verdichtung des Mesenchyms hätte nachgewiesen werden können, entschieden gegen ein actives Vorgehen desselben sprechen würden, und die zugleich auch die His'sche Theorie widerlegen.

Da ist zunächst der Umstand, dass die vorhin herangezogene verdünnte Dachpartie durchaus nicht den Eindruck macht, als sei sie von Aussen nach Innen eingestülpt (von „einer die Theilung andeutenden Kerbe“, wie M. will, ist keine Spur vorhanden), im Gegentheil, sie erscheint, wie wir zur Genüge beobachteten, stets nach Aussen vorgewölbt, selbst noch in einem Stadium, wo sie bereits tief zwischen den Hemisphären liegt, bewahrt sie die Convexität. Ferner gibt es während der Ausbildung der Hemisphären ein Stadium, wo man auf Querschnitten die merkwürdige Erscheinung beobachtet, dass die mittlere Kuppe des Daches und die dorsalen Hemisphärenkuppeln in einer geraden Linie liegen (cf. Fig. 5).

Dieser letzte Befund steht in demselben Maasse im Widerspruch mit der Hirnsicheltheorie, als er auch gegen die Annahme von His spricht. Wenn nämlich infolge der axialen Verbindung des Trichters mit dem vorderen Ende des Darmes der mediane Streif wie ein Band einschneiden soll, so ist absolut unverständlich, wie zunächst ein solcher Kamm aus diesem medianen Streif entstehen kann, ferner wie im Gebiete dieses medianen „einschneidenden“ Streifens doch stets eine dorsale Vorwölbung, ja sogar solch eine eigenthümliche Hutform, wie die Fig. 12, 13, 17 und 18 sie darstellen, entstehen können. Merkwürdig ist, dass His selbst diesen Kamm, der mit seiner mechanischen Theorie in so direktem Widerspruch steht, beim menschlichen Embryo beschreibt und dazu bemerkt, dass diese Bildung der seitlichen Scheidung der Hemisphären unmittelbar vorangehe.

Da nun, wie wir gesehen, das Grosshirn gar nicht unpaar angelegt wird, sondern von vornherein eine Dreitheilung zeigt, so ist selbstverständlich jede reinmechanische Theorie über den Vorgang des Paarigwerdens im Sinne von M. und H. a priori ausgeschlossen, und nach dem objectiven Befund haben wir die Hemisphärenbildung als ein Analagon zu der Bildung der Augenblasen, wie schon Reichert (s. o.) ganz richtig bemerkte, anzu-

sehen. Die oberen seitlichen Partien der Wand des Epencephalon werden durch gesteigertes Wachsthum (cf. Gegenbaur) nach Aussen und Oben vorgebucht: sie entsprechen den Augenblasen, der mediane Theil wird dorsal vorgewölbt; er entspricht dem Recessus opticus.

Welches die Ursachen für diese Vorgänge sind, ist ebenso schwer zu sagen wie bei den anderen ähnlichen Processen. Jedenfalls müssen wir zunächst das Causalmoment in inneren Wachsthumsbedingungen suchen.

Die in der dorsalen Lateralzone sehr üppige Zellproliferation, die sich leicht an jedem Schnitt durch Beobachtung der hier sehr zahlreichen Kerntheilungsfiguren nachweisen lässt, bedingt anfänglich eine Verdickung und dann, wenn die Zellvermehrung immer mehr zunimmt, eine Ausstülpung der an dieser Stelle vielleicht auch etwas nachgiebigeren Wand, da der intra-ventriculäre Druck eine Einstülpung nicht zulässt. Die weitere Wachsthumsrichtung und die damit eng verbundene Gestaltung des Organs wird dann wahrscheinlich dadurch bedingt, dass an den am stärksten ausgestülpten Stellen die Zellvermehrung am schnellsten und üppigsten erfolgt. Im Gegensatz hierzu scheinen diejenigen Partien, die ein weniger starkes oder wie die mediane Partie ein ganz geringes, mit dem allgemeinen Wachsthum eben Schritt haltendes Proliferationsvermögen zeigen, entsprechend weniger ausgebuchtet zu werden bezw. ihre Lage und Gestalt ziemlich constant zu bewahren. Dieses in dieser Beziehung so verschiedene Verhalten durch eine bessere oder schlechtere Blutversorgung der einzelnen Zonen (man könnte bei den Hemisphären an die Nachbarschaft der Carotis int. und ihrer Zweige denken) erklären zu wollen, liesse sich doch wohl einestheils mit der schon länger bekannten Thatsache, dass die Karyokinesen immer nur in den innersten Zellschichten der Ventrikelwand sich finden, also durch die ganze Wanddicke von den Blutgefässen getrennt sind, nicht vereinbaren, andererseits spricht auch der Umstand dagegen, dass pathologische Neubildungen bezüglich ihres langsameren oder schnelleren Wachsthums von der Blutversorgung ganz unabhängig sind. Wir sehen uns daher zu der Annahme gedrängt, dass gewissen ganz bestimmten Zellgruppen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine höhere Vermehrungsfähigkeit vererbt worden ist, während andere wieder in dieser Hinsicht auf der ursprünglichen Stufe stehen geblieben sind.

Näheren Aufschluss über diese schwierigen Fragen kann eben nur die weitere Forschung auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie und Embryologie bringen.

Was nun das mechanische Moment bei der Gestaltung der Hirnformen anlangt, so ist eine Mitwirkung derartiger Factoren jedenfalls nicht gänzlich ausgeschlossen, jedoch kommen sie immer erst in zweiter Linie in Betracht. Ein solches mechanisches Moment ist sicher in dem intraventriculären Druck gegeben, der eben dem Einstülpen der lebhaft wachsenden Partien einen passiven Widerstand entgegensetzt. Ob die grösseren Gefässe etwa in derselben Weise, aber von der Aussenseite her als Hemmniss wirken und so die anscheinenden Einstülpungen bedingen, ist schwer zu entscheiden, da man aus den Schnitten nicht immer gleich ersehen kann, ob erst das Gefäss da war und dann die Einstülpung oder umgekehrt. Aehnlich verhält es sich mit dem Exoderm, das über den Hemisphären lange einschichtig bleibt. Jedenfalls ist die Gefahr, bei solchen Deutungen Ursache und Wirkung zu verwechseln, eine sehr grosse, wie z. B. bei der Hirnsicheltheorie, und welche mechanischen Momente man auch anführen mag, sie wirken alle erst secundär, stets ist die gewissen Zellen in höherem oder geringerem Maasse immanente Proliferationsfähigkeit das primäre, und man darf die organische Materie des Hirnrohres nicht so ohne Weiteres wie einen leblosen Gummischlauch betrachten, der durch zufällige Zug- und Druckkräfte so oder so geformt wird.

Während meiner Untersuchungen über die Grosshirnanlage wurde ich speciell durch das genaue Studium der Medianschnitte auf zwei Theile des Hirndaches aufmerksam, die zwar seit einiger Zeit bekannt sind, aber wegen ihrer phylogenetischen Bedeutung in Bezug auf die mediane Gliederung des Hirns (deren genauere vergleichend-embryologische Durchforschung erst seit neuerer Zeit datirt) doch wohl eine kurze Erwähnung verdienen, zumal da in manchen Punkten Unklarheit zu herrschen scheint.

Es handelt sich zunächst um das bei Besprechung von Fig. 1 bereits flüchtig erwähnte Schalthirn oder Diencephalon. Kupffer fand diesen Hirntheil zuerst bei Amphibien zwischen Zirbel und Commissura posterior und führte diese Benennung

ein. Burkhardt (12), der dafür den Namen Schaltstück braucht, findet ihn von Petromyzon an aufwärts bei allen Vertebraten. Mir fiel nun dieser Hirntheil zuerst in dem Stadium von Fig. 12 auf, und ich bestimmte ihn dann von hier aus leicht bei den jüngeren Stadien bis zu dem von Fig. 1. Hier liegt das Diencephalon, *d*, auf der Grenze zwischen Mittelhirn und Vorderhirn und stellt eine ganz schwache aber doch deutlich abgegrenzte Vorwölbung dar. Beim dreitägigen Embryo (Fig. 11), der bereits die Zirbelanlage zeigt, erscheint nun dieser Hirntheil nochmals durch eine Furche in einen vorderen gegen die Zirbel anstrebenden und einen hinteren an das Mittelhirn stossenden Theil gegliedert. Dieser vordere Theil wird, wie aus Fig. 12 ersichtlich, durch die auswachsende Zirbel noch mehr in die Höhe gezogen, so dass er die proximale Partie der hinteren Wand des Zirbelstieles bildet, der hintere wird von der Commissura posterior überlagert. Bei noch älteren Embryonen, wie in Fig. 21, die einem siebentägigen Hühnchenembryo entstammt, ist der vordere Theil ganz im Zirbelstiel aufgegangen, während der hintere scheinbar durch die darauf lastenden Fasermassen nach innen eingedrückt erscheint, ganz ähnlich wie man es auch an dem Theil der Hirnwand beobachtet, an den sich das Chiasma opticum anlagert. Das Verhalten des vorderen Theils steht im Einklang mit der Ansicht Kupffers, dass das Schalthirn bei Accipenser ganz in den Stiel der Zirbel aufgegangen sei. Andererseits widerlegt es eine Behauptung von His (13), die dieser Autor in seinem Aufsatz: „Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns“ ausspricht. Er unterscheidet hier Epiphysen des vorderen, mittleren und hinteren Theils des Zwischenhirndaches. Die erstere Art wird durch die Paraphysis, auf die ich gleich zu sprechen komme, repräsentirt, die dritte durch die eigentliche Epiphysis, und die zweite Art sieht His in der Zirbel der Vögel und Reptilien. Man muss nun allerdings zugeben, dass in Fig. 11 die Epiphyse in der Mitte des Zwischenhirns zu liegen scheint. Es ist aber, wie wir gesehen haben, der hinter der Zirbel liegende Abschnitt nicht gut zum Zwischenhirndach oder Parencephalon zu rechnen, sondern gehört zum Diencephalon, da man ihn ja noch ganz deutlich beim $4^1/_2$tägigen Embryo (Fig. 12) als den proximalen Theil des Zirbelstiels erkennen kann.

Im Anschluss hieran gehe ich gleich auf die von demselben Autor aufgestellte erste Art der Epiphysen über, auf die

Paraphysis, wobei ich ihm gleich von vornherein in Hinsicht der Lagebestimmung derselben widersprechen muss: Die Paraphysis gehört nicht zum Zwischenhirn, sondern zum Grosshirn, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird.

Dieses räthselhafte Organ, das ein Analogon der Zirbel zu sein scheint, wurde bekanntlich von Selenka (14) bei Anguis fragilis entdeckt und später auch bei den anderen Vertebraten bis hinauf zu den Vögeln gefunden. Es stellt überall eine dicht vor dem Velum transversum, *vt*, also vor der Grenze von Epencephalon und Parencephalon gelegene Ausstülpung der dorsalen Hirnwand dar und variirt bei den verschiedenen Vertebraten hauptsächlich hinsichtlich seiner Grösse. Trotz des deutlich ausgesprochenen Charakters einer dorsalen Ausstülpung wird es doch von His und Burkhardt mit dem Adergeflechtknoten, den Goette bei der Unke beschreibt, und der, wie aus Goette's eigenen Worten hervorgeht, keine Ausstülpung, sondern eine Einstülpung ist, für homolog erklärt. Ich gebe hier zunächst Goette's Beschreibung und dann die betreffenden Citate aus His und Burkhardt.

Goette (15): „Die dünne Verbindungshaut des vorderen Gewölbes bleibt, wenn sie auch ihre frühere Lage behält, doch nicht unverändert. Ueber dem vorderen Theile der dritten Hirnkammer senkt sie sich faltenförmig in die Tiefe; diese Falte schnürt sich beutelförmig ab und theilt sich meist traubenförmig in drei seitlich abgeplattete, aber mit Stielen zusammenhängende Fortsätze, welche in der Medianebene hinter- und übereinander liegen. Das gefässhaltige Bindegewebe, welches alsdann das ganze Gehirn umschliesst, dringt auch bis zu jener eigenthümlichen Tasche vor, entsendet Fortsätze und Gefässe in dieselbe, und nachdem sie auf diese Weise in eine feste Verbindung mit der bindegewebigen Hirnhülle getreten ist, löst sie sich vom übrigen Hirndach ab und bildet den epithelartigen Ueberzug des Adergeflechtes, welches durch die in Folge jener Ablösung entstandene wirkliche Lücke des Hirndaches in die dritte Hirnkammer hineinragt."

His (13, S. 366): „In betreff der als Epiphysen bezeichneten Gebilde hat die Neuzeit begonnen, schärfer zu sondern, seitdem Goette dargethan hat, dass die Zwischenhirndecke bei Batrachiern zwei Auswüchse bildet, einen vorderen, den sogenannten Adergeflechtknoten und einen hinteren, die eigentliche Zirbel."

Burkhardt (12, S. 136 und 143): „Hinter ihr (der medianen Ursprungsstelle des Plexus) erhebt sich ein unpaarer Plexus nach oben und vorne gerichtet, der nur an seiner vorderen Wand eine mediane Furche aufweist. Es ist dies der Adergeflechtknoten Goette's oder die Paraphyse (Selenka). Seine hintere Wand bildet eine Querfalte, das Velum oder Velum transversum, welches sich in die Ventrikel hineinsenkt."

S. 143. „Die Paraphyse bildet eine mehr oder weniger complicirte Blase von Petromyzon bis zu den Vögeln, bei diesen tritt sie in embryonalen Stadien auf und verliert im erwachsenen Gehirn der Vögel, wie wohl auch der Säuger, ihre selbständige Bedeutung, indes sie andererseits bei Amphibien zu einem complicirten, drüsenartig gebauten Adergeflechtknoten anschwillt."

Aus der Goette'schen Beschreibung dürfte meines Erachtens zur Genüge hervorgehen, dass es sich hier nicht um eine epiphysenartige Bildung, sondern um die Anlage des Plexus chorioideus medius handelt.

His nimmt nun, wahrscheinlich irregeleitet durch die allerdings unpassend gewählte Bezeichnung „Adergeflechtknoten" an, dass diese von Goette erwähnte Bildung ein Auswuchs sei und macht in Folge dessen den weiteren Fehler, dass er die Paraphysis in den vorderen Theil der Zwischenhirndecke verlegt.

Burkhardt hat auch den Ausdruck „Knoten" gleichbedeutend mit Auswuchs genommen, doch geht andererseits aus seinen Worten hervor, dass er die Paraphysis für eine Plexusbildung hält. Diesen Charakter zeigt aber weder die Paraphysis bei Anguis, die ich desswegen noch einmal untersuchte, noch beim Hühnchen.

In Anbetracht dieser Missverständnisse, speciell der letzteren Ansicht Burkhardt's, dürfte wohl eine eingehende Besprechung der Paraphyse des Hühnchens am Platze sein, zumal das Organ hier, wie ich gleich vorausschicken will, abgesehen von der bedeutenden Volumensdifferenz in Bezug auf Ort, Zeit, und Art der Anlage vollkommen mit dem bei Anguis übereinstimmt.

Am 4. Tage bemerkt man auf dem Boden der Hemisphärenspalte zwischen der oben besprochenen Hutbildung, *e*, der medianen Dachpartie und dem sogenannten Velum trans-

versum, *vt*, eine kleine Verdickung der Hirnwand, die durch einige vergrösserte Zellen (Fig. 19a) bedingt ist. Schon nach wenigen Stunden erhebt sich an derselben Stelle ein ganz kleines Knötchen über das Niveau des Hirndaches empor (Fig. 12 und 18, *par.*), das bei stärkerer Vergrösserung sich als eine solide Zellknospe (Fig. 19b) erweist. Am 5. Tage (Fig 19c) ist etwas grösser geworden und sitzt scheinbar mit einem kurzen dicken Stiel der Hirnwand auf. Letzterer wird jedoch bald, während die Knospe vom Ventrikel her hohl wird, mit in die Wandung desselben einbezogen. So entsteht bis zum

Fig. 19.

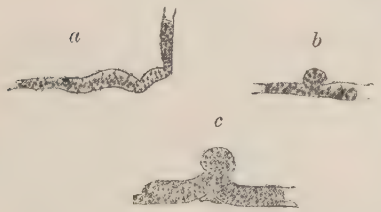

Fig. 20.

Fig. 19a, b, c und *20.* Verschiedene Entwicklungsstadien der Paraphysis beim Huhn.

6. Tage (Fig. 20) eine grössere, mit breiter Basis aufsitzende blasige Ausstülpung, die mit dem Ventrikel durch eine weite Oeffnung communicirt. An der Wand des Organs wiederholt sich nun an verschiedenen Stellen dieser eben geschilderte eigenthümliche Wachsthumsvorgang: es bildet die Wand zunächst solide Knospen, die dann zu Hohlsprossen und schliesslich wieder in den Stammtheil einbezogen werden. Es macht geradezu den Eindruck, als ob diese durch das schnellere Wachsthum einzelner Stellen erzeugten Vorsprünge durch einen von innen nach aussen wirkenden Druck, wieder ausgeglättet würden. So kommt dann schliesslich gegen den 7. und 8. Tag eine Form zu Stande, wie sie Fig. 21 darstellt. Die innere Wandfläche der Paraphysis, *par*, ist gleichmässig concav, während die äussere, besonders der gegen das Parencepalon gekehrte Theil, durch die immer noch fortbestehende Knospenbildung unregelmässig gewellt erscheint. Eine weitere Ausbildung als sie dieses Stadium zeigt, erreicht das Organ nicht, da ihm von nun an durch die in seiner Nähe auftretenden Plexus gleichsam der Boden unter den Füssen

entzogen wird: es geht völlig in diesen Bildungen unter, so dass es schon am 10. Tage nicht mehr mit Bestimmtheit nachgewiesen werden kann.

Da nun die eigenartige Anlage sowie das weitere Wachsthum des Organs durch Knospen und Hohlsprossen sich bei

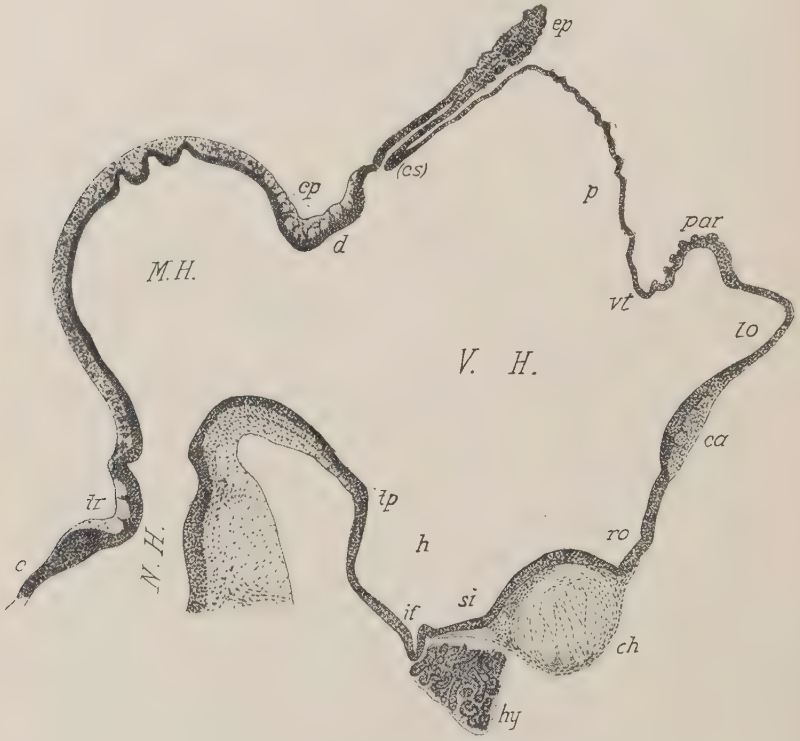

Fig. 21. Medianschnitt durch das Hirn eines 7tägigen Huhnembryos.

Anguis genau so beobachten lässt, ferner der Ort der Anlage bei beiden genau derselbe ist, endlich beide Organe vor der Entstehung der Plexus angelegt werden und einen gewissen Grad von Ausbildung erreichen, so dürfte es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die beim Hühnchen von mir beobachtete Bildung eine rudimentäre Paraphysis im Sinne

Selenka's ist, die eben durch früheres Auftreten der Plexus in ihrer Entwicklung gehemmt wird und sogar ganz verschwindet.

Des Weiteren scheint mir aus diesen Beobachtungen zur Genüge hervorzugehen, dass die Paraphysis keine Plexusbildung ist noch zu denselben in irgend welcher direkten Beziehung steht. Bei der Anlage des Plexus beobachtet man stets Einbuchtungen der Hirnwand, die oft dicht nebeneinander liegen und den betreffenden Theilen ein welliges Aussehen verleihen (cf. Fig. 21, p.), aber das Wachsthum der Wandung schreitet an allen Theilen gleichmässig fort, nie wird man, wie bei der Paraphysenanlage, ein auf einige wenige Zellen beschränktes und derartig gesteigertes Wachsthum beobachten. Ich halte überhaupt dorsal ausgestülpte Plexus für unmöglich, da sie mit dem ganzen Charakter der bisher beobachteten Bildungsweise, sowie mit der physiologischen Bedeutung dieser Gebilde in völligem Widerspruch stehen würden, gebe jedoch zu, dass dorsal ausgestülpte Paraphysen bezw. Epiphysen indirect unter besonderen Umständen, wie z. B. beim Huhn, zu Adergeflechten in Beziehung treten und vascularisirt werden können, doch ist dies nicht die Norm, sondern eine Degenerationserscheinung.

Eine befriedigende Deutung dieser sonderbaren Bildung steht ja überhaupt noch aus, doch habe ich aus meinen Beobachtungen auch den Eindruck gewonnen, dass es sich hier nicht um einen rein zufälligen Auswuchs, sondern um ein rudimentäres Organ handelt, wofür besonders die allererste Anlage und das eigenthümliche Wachsthum durch Knospenbildung spricht.

Wie sich nun die bei den übrigen Vertebraten beobachteten Paraphysen hinsichtlich ihrer Anlage und ihres Wachsthums verhalten, weiss ich nicht, da hierüber nichts bekannt gegeben wurde; die Lagebeziehung scheint ja überall die gleiche zu sein.

Auf die anderen noch unter den Autoren bestehenden Differenzen über die epiphysenartigen Bildungen einzugehen, würde mich zu weit über den Rahmen meiner Aufgabe hinausführen, doch hoffe ich durch diese kurze Mittheilung ein wenig zur genaueren Kenntniss des Charakters der Paraphysis beigetragen zu haben.

Am Schlusse meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Professor Dr. von Kupffer, für die freundliche Ueberweisung des Themas sowie Uebernahme des Referates und den Herren Dr. Böhm und Dr. Neumayer für die freundliche Unterstützung bei meinen Untersuchungen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Literatur.

1. Karl Ernst von Baer, Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Theil. Königsberg 1837.
2. C. B. Reichert, Bau des menschlichen Gehirns. Leipzig 1861.
3. A. von Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1861.
4. Wilhelm His, Unsere Körperform. 1874.
5. —, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.
6. V. von Mihalkovics, Entwicklungsgeschichte des Gehirns. 1877.
7. A. von Kölliker, Grundriss der Entwicklungsgeschichte. II. Auflage. 1879.
8. C. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1890.
9. C. von Kupffer, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten I. München 1893.
10. Van Wijhe, Ueber den vorderen Neuroporus. Zoolog. Anzeiger 1884.
11. Wilhelm His, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns. Leipzig 1889.
12. R. Burkhardt, Bauplan des Wirbelthiergehirnes. 1894/95.
13. Wilhelm His, Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns. 1892.
14. E. Selenka, Das Stirnorgan der Wirbelthiere. 1890/91.
15. A. Goette, Entwicklung der Unke. Leipzig 1875.

Erklärung der Zeichen.

c	= Cerebellum	mi	= Maxilla inferior
ca	= Commissura anterior	msp	= Mundspalte
Ca. i.	= Carotis interna	N.H.	= Nachhirn
ch	= Chiasma nerv. opt.	op	= Augenstiel
cp	= Commissura posterior	p	= Parencephalon
cs	= „ superior	par	= Paraphysis
D	= Darm	pd	= Plica dorsalis
d	= Diencephalon	pv	= „ ventralis
e	= Epencephalon	rg	= Riechgrube
ep	= Epiphysis	rh	= Rachenhaut
h	= Hypencephalon	ro	= Recessus opticus
hs	= Hemisphäre	si	= Sinus postopticus
hy	= Hypophysis	tp	= Tuberculum posterius
if	= Infundibulum	tr	= Trochlearis
lo	= Lobus olfactor. impar	V.H.	= Vorderhirn
M.H.	= Mittelhirn	vt	= Velum transversum.

E. Mühlthaler, Kgl. Hof-Buchdruckerei, München.